

## VARIATIONS SAISONNIÈRES D'ACTIVITÉ DANS UN ASSEMBLAGE DE COLÉOPTÈRES NÉCROPHAGES (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) EN FORÊT TROPICALE HUMIDE

François FEER<sup>1</sup> & Philippe CERDAN<sup>2</sup>

**SUMMARY.** — *Seasonal variation of activity in an assemblage of necrophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in tropical rain forest.* — Temporal variations of the diversity and abundance of necrophagous forest Scarabaeidae were studied near the Petit Saut dam (French Guiana). A total of 4 370 individuals comprising 50 species were sampled with baited traps during a complete annual cycle in two sites 25 km apart. The total species richness, the diversity index and the equitability were greater on BPS site than on Pk3 site. The species compositions of the two sites were similar but the abundance distributions were clearly different. The estimated species richness based on Clench model was calculated on two-month periods. The species richness variations in Pk3 were poorly marked with a maximum in September-October. They were clearly bimodal in BPS with maxima in March-April and September-October. No correlations were found between species richness and pluviometry in both sites. A Correspondence Analysis on the abundances of the 14 most frequent species in Pk3 showed that the driest month could be opposed to the beginning of the rainy season. In BPS site the driest months could be opposed to the end or the beginning of the rainy season. Groups of species were differentiated by an abundance peak during the dry season, in the beginning or at the end of the rainy season or by the absence or the rarity during the dry period. Differences in the patterns of global diversity and abundance of species common to the two sites were attributed to differences in vegetation structure.

**RÉSUMÉ.** — Les variations temporelles de la diversité et de l'abondance des Scarabaeidae nécrophages forestiers ont été étudiées à proximité du barrage de Petit Saut (Guyane française). Un total de 4 370 individus comprenant 50 espèces a été collecté par piège appâté durant un cycle annuel complet sur deux sites éloignés de 25 km. La richesse spécifique totale, l'indice de diversité et la régularité ont été plus élevés sur le site BPS que sur le site Pk3. Les compositions spécifiques des deux sites sont proches mais les distributions d'abondance sont clairement différentes. L'estimation de la richesse spécifique sur des périodes de deux mois a été obtenue d'après le modèle de Clench. Les variations de richesse spécifique sont peu accentuées en Pk3 avec un maximum en septembre-octobre. Elles sont clairement bimodales en BPS avec des maxima en mars-avril et septembre-octobre. Aucune corrélation n'a été trouvée entre la richesse spécifique et la pluviométrie sur les deux sites. Une AFC effectuée sur les abondances des 14 espèces les plus abondantes du site Pk3 a permis d'opposer les mois les plus secs au début des pluies. En BPS les mois les plus secs ont été opposés à la fin et au début de la saison pluvieuse. Des groupes d'espèces ont pu être différenciés par un pic d'abondance en saison sèche, en début ou en fin de saison pluvieuse ou par leur absence ou leur rareté en saison sèche. Les différences de patron de variation globale de diversité et d'abondance d'espèces communes aux deux sites sont supposées être liées à des différences de structure de la végétation.

---

L'activité saisonnière des insectes tropicaux tend à être en moyenne plus longue, le pourcentage d'espèces actives tout au long de l'année est plus grand et les pics saisonniers sont moins bien définis que pour les espèces tempérées (Wolda, 1988). Ces tendances ne reflètent qu'une moyenne qui cache une grande variété selon les sites en fonction des fluc-

---

<sup>1</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Département d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, UMR 5176 CNRS-MNHN, 4 avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy, E-mail : feer@mnhn.fr

<sup>2</sup> Laboratoire Environnement de Petit Saut, HYDRECO, BP 823, 97388 Kourou cedex, Guyane, E-mail : hydreco-labops@wanadoo.fr

tuations climatiques mais aussi en fonction des groupes taxinomiques et de la saisonnalité de leurs ressources trophiques (Wolda, 1978 ; Janzen, 1983 ; Smythe, 1985). Il a été établi des corrélations entre les variations de richesse spécifique et d'abondance et les variations de la pluviométrie plutôt que celles de la température ou de la photopériode, peu marquées en milieu tropical. On est cependant bien loin d'identifier les facteurs directement en jeu à cause des grandes lacunes dans la connaissance des cycles biologiques des espèces.

Malgré ou peut-être à cause de la grande richesse entomologique de la forêt guyanaise, les études écologiques sur la saisonnalité sont rares (Gombauld *et al.*, 2004). Les fluctuations saisonnières d'abondance des insectes forestiers du sous-bois et de canopée obtenus par piégeage lumineux ont été analysées sur un cycle annuel complet (Degallier *et al.*, 2004). La rythmicité d'apparition des Lépidoptères Sphingidés du site du barrage de Petit Saut a été étudiée sur six années (Cerdan *et al.*, 2002).

Sur les coléoptères Scarabaeidae, Feer (2000) ne présente que quelques données mensuelles des Nouragues (environ 100 km au sud de Cayenne). D'autres données saisonnières sur ce groupe existent sur des espèces ou des assemblages des forêts pluviales d'Afrique (Cambefort & Walter, 1991), d'Asie du sud-est (Hanski & Krikken, 1991) et d'Australie (Hill, 1993 ; Vernes *et al.*, 2005). Dans les forêts néotropicales, des études plus ou moins complètes ont été menées au Mexique (Moron *et al.*, 1985 ; Estrada & Coates-Estrada, 1991 ; Estrada *et al.*, 1993 ; Kohlman, 1991 ; Montes de Oca & Halfpeter, 1995), au Costa Rica (Janzen, 1983), en Colombie (Escobar, 1997 ; Amat-García *et al.*, 1997 ; Escobar & Chacon de Ulloa, 2000) et au Brésil (Andresen, 2002).

Dans cette étude nous avons analysé les collectes de Scarabaeidae nécrophages sur un cycle annuel complet sur deux sites forestiers proches. Ces données, nouvelles pour cette région de Guyane, nous ont permis d'évaluer les fluctuations saisonnières de la diversité et de l'abondance ainsi que la variabilité stationnelle.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SITE D'ÉTUDE

La zone d'étude se situe entre la route reliant Kourou à Sinnamary et le barrage EDF de Petit Saut (05°03' N, 53°03' W). La forêt peut être considérée sur les plans structurel et floristique comme une forêt de plaine caractéristique de cette région de Guyane (Granville, 1996).

Les échantillons ont été collectés sur deux stations forestières. La première (BPS) se situe à proximité du fleuve Sinnamary à quelques centaines de mètres du site du barrage de Petit Saut dans un vallon qui peut parfois être inondé en période de fortes crues. La deuxième station (Pk3) se trouve à 50 mètres en bordure de la route reliant la route nationale 1 au site de Petit Saut sur une petite butte d'une dizaine de mètres qui n'est jamais inondée. Les deux stations sont distantes de 25 km.

### CLIMATOLOGIE

Sur Petit Saut, comme c'est le cas général en Guyane, les précipitations annuelles peuvent varier entre 2,4 et 4 mètres. La saison humide se situe de janvier à juillet avec un maximum situé en général en mai (Cerdan *et al.*, 2002). Une diminution des pluies plus ou moins prononcée a lieu en février-mars. La pluviométrie durant la période d'étude qui a totalisé 2 678 mm en 1997, a été relativement proche de la moyenne avec un ralentissement marqué au mois de mars (Fig. 1). La température moyenne est de 26 °C avec peu de variations annuelles.

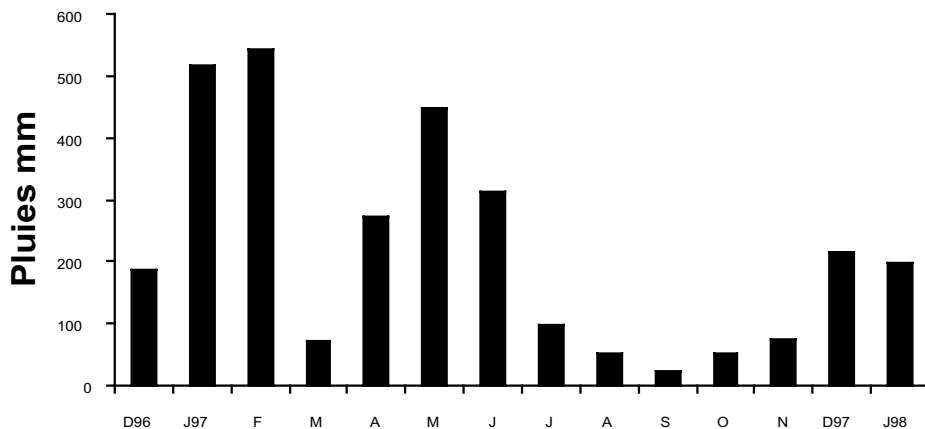


Figure 1. — Pluviométrie au barrage de Petit Saut de décembre 1996 à janvier 1998.

## COLLECTE DES INSECTES

Les pièges, à raison d'un par site, sont constitués de bidons de 25 litres enterrés, percés de petits trous afin de permettre l'évacuation de l'eau de pluie. Ces bidons sont recouverts d'un entonnoir muni de grillage pour protéger les appâts des prédateurs (reptiles, mammifères...). Les appâts sont constitués de poisson en décomposition. Le contenu des pièges est relevé au minimum deux fois par semaine et les appâts sont régulièrement renouvelés. L'ensemble des insectes récoltés a été conservé dans l'alcool à 70°.

La détermination des insectes a été faite d'après une collection de référence constituée aux Nouragues et déposée au Laboratoire d'écologie de Brunoy. Les déterminations de cette collection sont dues en grande partie à Y. Cambefort du Laboratoire d'entomologie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris. L'étude s'étend aux Scarabaeidae *s. str.* (Balthasar, 1963) et un Trogidae. Tous les spécimens sont déposés au laboratoire Hydreco de Petit Saut.

## ANALYSE DES DONNÉES

Pour comparer les richesses spécifiques et apprécier le degré d'exhaustivité de l'échantillonnage sur les deux sites nous avons construit les courbes d'accumulation moyennes des espèces en fonction du nombre d'individus collectés (Colwell & Coddington, 1994). Les courbes ont été basées sur 100 tirages au hasard sans remplacement et elles ont été construites à l'aide du programme EstimateS 6 (Colwell, 2000).

Divers estimateurs de la richesse spécifique ont été comparés à l'aide du programme EstimateS. Nous avons constaté que les modèles d'estimation non paramétriques (Chazdon *et al.*, 1998) ne donnaient pas d'estimations stables du nombre d'espèces malgré la grande taille des effectifs totaux, vraisemblablement à cause du grand nombre d'espèces rares et des fortes variations temporelles des abondances. Nous avons donc opté pour un modèle paramétrique qui a l'avantage de permettre le calcul d'une asymptote ou limite estimée de la diversité totale. Nous avons choisi le modèle de Clench (Clench, 1979 ; Soberon & Llorente, 1993) qui suppose que la probabilité de trouver une nouvelle espèce diminue avec l'effort de capture mais reste non négligeable en raison du nombre d'espèces rares :

$$S = E a / (1 + bE)$$

où S est le nombre d'espèces et E le nombre d'échantillons ou le nombre d'individus qui peut être assimilé à l'effort d'échantillonnage. Le degré d'ajustement du modèle avec les données a été estimé par le calcul de  $R^2$  (corrélation au carré entre valeurs observées et valeurs calculées). L'exhaustivité exprimée en pour cent est le rapport du nombre maximum d'espèces observé sur l'asymptote du modèle soit  $a/b$ . Nous avons également caractérisé la diversité spécifique avec l'indice de Shannon  $H'$  (Magurran, 1988) et la régularité (équitabilité) équivalente à  $H'/H_{\max}$  où  $H_{\max} = \log_2 S$  où S est le nombre total d'espèces.

Les échantillons ont été comparés à l'aide de deux indicateurs de similarité de Sørensen calculés avec le programme EstimateS, l'un basé sur la présence-absence des espèces et l'autre sur les données d'abondance.

Pour comparer les richesses spécifiques selon les périodes de l'année les données ont été groupées sur deux mois de manière à avoir des effectifs suffisants pour une meilleure précision des estimateurs. Nous avons également calculé la raréfaction qui représente le nombre d'espèces dans un échantillon tiré au hasard dont le nombre d'individus correspond à l'échantillon le plus petit de la série (Hurlbert, 1971). D'après Simberloff (1972) les risques de surestimation de la raréfaction sont d'autant plus grands que l'indice  $H'$  est élevé.

Pour estimer le degré d'hétérogénéité des variations mensuelles des 14 espèces les plus abondantes ( $\geq 1\%$  de l'effectif total) à l'intérieur des deux échantillons nous avons calculé les coefficients de corrélation entre les abondances pour les échantillons entiers (coefficient de concordance de Kendall) et entre paires d'espèces (coefficient de corrélation de Spearman  $r_s$ ) (Siegel, 1956). Nous avons cherché à établir si des corrélations existaient entre les variations de pluviométrie pendant la période d'étude et les variations de la richesse spécifique sur des périodes de deux mois ( $r_s$ ).

Pour comparer les variations d'effectifs des espèces abondantes à l'intérieur de chacun des échantillons nous avons utilisé une analyse factorielle des correspondances (AFC) à partir d'un tableau qui croise les 14 espèces (lignes) et les mois (colonnes) avec des données d'abondances normées et rendues toutes positives par l'addition d'une constante. Elle a permis d'effectuer une typologie des espèces selon leur patron de variation. L'interprétation des facteurs ayant la plus grande inertie relative a été faite en fonction des espèces et des mois dont les qualités de représentation sur les axes (facteurs) étaient les plus fortes. L'analyse a été faite avec le programme StatBoxPro 5.

Les espèces ont été caractérisées selon la taille corporelle, le groupe fonctionnel, la préférence alimentaire et le rythme d'activité. Trois classes de taille ont été déterminées dont les limites supérieures sont 7,9, 13,9 et 45 mm. Chaque espèce appartient à un groupe fonctionnel (rouleur, fouisseur, résident) correspondant à un mode d'exploitation des ressources alimentaires et de reproduction (Hanski & Cambefort, 1991). Les groupes fonctionnels réunissent grosso modo des espèces proches sur le plan systématique. Le régime alimentaire (nécrophage, coprophage, généraliste) et le rythme d'activité [diurne, nocturne, crépusculaire (aube et/ou crépuscule)] ont été déterminés d'après les données de piégeage obtenues sur le site des Nouragues (voir Feer, 2000 et Feer & Pincebourde, 2005). Le degré de ressemblance au sein d'un ensemble d'espèces a été estimé en faisant la moyenne des nombres de caractères appartenant à la même classe ou catégorie pour les paires d'espèces de cet ensemble.

## RÉSULTATS

### COMPARAISON DES SITES

Un total de 4 370 individus ont été récoltés sur les deux sites comprenant 50 espèces de Scarabaeidae. Malgré un nombre d'individus récoltés nettement inférieur, le site BPS a présenté une richesse spécifique totale supérieure à celle du site Pk3 (Tab. I ; Fig. 2). Le site BPS se caractérise également par un indice de diversité et une équitabilité plus élevés que Pk3. L'estimation de la richesse spécifique d'après le modèle de Clench est également en faveur du site BPS.

TABLEAU I  
Caractéristiques globales des échantillons des sites de BPS et Pk3 du barrage de Petit Saut

	Pk3	BPS
Nombre d'espèces	36	44
Nombre d'individus	2444	1955
Modèle de Clench <sup>a</sup>		
Asymptote <sup>b</sup>	39,6	51,7
R <sup>2</sup>	0,990	0,996
Exhaustivité (%) <sup>c</sup>	91,0	85,0
Indice H' de Shannon	2,28	2,53
Régularité (%)	63,6	66,9

<sup>a</sup> : modèle de Clench :  $S = Ea/(1 + bE)$   
<sup>b</sup> : asymptote =  $a/b$   
<sup>c</sup> : rapport du nombre maximum d'espèces de l'échantillon sur l'asymptote du modèle de Clench

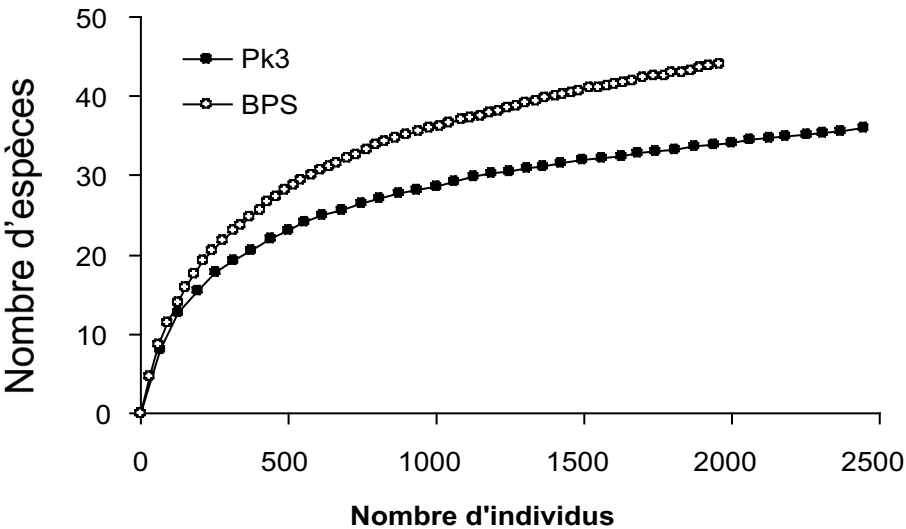


Figure 2. — Courbes cumulatives de la richesse spécifique des Scarabeidae en fonction du nombre d'individus sur les sites BPS et Pk3. La richesse cumulée a été calculée à l'aide du programme EstimateS basée sur 100 tirages au hasard sans remplacement.

Trente et une espèces sont communes aux deux sites et l'indice de Sörensen basé sur la présence-absence des espèces est de 75,9 %. L'indice basé sur les abondances n'est que de 31,3 % ce qui rend compte de différences importantes dans la distribution des abondances des espèces selon le site (Tab. II). Une seule espèce, *Eurysternus velutinus*, fait partie des cinq espèces les plus abondantes dans les deux sites.

TABLEAU II  
Liste des espèces collectées, abondance par site et caractéristique de taille, groupe fonctionnel, préférence alimentaire et rythme d'activité

Espèces	Code	Bps <sup>1</sup>	Pk3 <sup>2</sup>	Taille <sup>3</sup>	Groupe <sup>4</sup>	Régime <sup>5</sup>	Rythme <sup>6</sup>
<i>Dichotomius lucasi</i> (Harold)	dilu	403	99	2	F	G	N
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst)	euca	363	22	3	D	C	D
<i>Dichotomius boreus</i> (Olivier)	dibo	271	8	3	F	C	N
<i>Eurysternus velutinus</i> Bates	euve	209	278	3	D	G	C
<i>Canthon bicolor</i> Castelnau	cabi	142	13	2	R	C	N
<i>Canthon triangularis</i> (Drury)	catr	85	0	2	R	C	D

<i>Deltochilum submetallicum</i> (Castelnau)	desu	64	573	2	R	N	C
<i>Oxysternon festivum</i> (Linné)	oxfe	59	0	3	F	C	D
<i>Coprophanaeus dardanus</i> Mac Leay	coda	48	104	3	F	N	C
<i>Coprophanaeus parvulus</i> Olsoufieff	copa	43	31	3	F	N	C
<i>Onthophagus rubescens</i> Blanchard	onru	42	26	1	F	C	D
<i>Trichocantho sordidus</i> Harold	trso	42	777	1	R	G	D
<i>Deltochilum septemstriatum</i> Paulian	dese	27	46	2	R	N	C
<i>Deltochilum guyanense</i> Paulian	degu	22	125	2	R	G	C
<i>Phanaeus chalcomelas</i> (Perty)	deca	18	0	3	F	C	D
<i>Eurysternus foedus</i> Guérin-Ménéville		16	19	3	D	G	D
<i>Coprophanaeus jasius</i> (Olivier)		13	7	3	F	N	C
<i>Deltochilum carinatum</i> (Westwood)		11	42	3	R	N	N
<i>Dichotomius cf robustus</i> (Luederwaldt)		11	1	3	F	C	N
<i>Coprophanaeus christophorowi</i> Olsoufieff		7	2	3	F	N	C
<i>Ateuchus murrayi</i> ? (Harold)		6	8	1	F	C	ND
<i>Scybalocantho pygidialis</i> (Schmidt)		6	0	2	R	C	D
<i>Hansreia affinis</i> (Fabricius)		6	1	2	R	C	D
<i>Deltochilum icarus</i> (Olivier)	deic	6	80	3	R	G	C
<i>Deltochilum valgum</i> Burmeister		4	0	2	R	N	N
<i>Ateuchus simplex</i> (Audinet-Serville)		3	0	1	F	G	ND
<i>Onthophagus xanthomerus</i> Bates		3	3	1	F	G	D?
<i>Ateuchus</i> sp. 1		3	0	1	F	G	N
<i>Eurysternus hamaticollis</i> Balthasar		3	0	3	D	G	C
<i>Eurysternus confusus</i> Jessop		2	2	2	D	C	D
<i>Sylvicanthon candezei</i> (Harold)		2	1	2	R	C	D
<i>Canthidium</i> sp. 1		2	2	2	F	C	N
Trogidae		2	3	2		N	
<i>Canthidium cf guyanense</i> Boucomont		1	0	1	F	C	C
<i>Ateuchus substriatus</i> (Harold)	atsu	1	27	1	F	G	
<i>Dichotomius apicalis truncatus</i> Luederwaldt		1	14	3	F	G	N
<i>Ateuchus obscurus</i>		1	0	2	F	C	D
<i>Canthidium dohrni</i> Harold		1	0	2	F	C	D
<i>Canthidium cf chrysis</i> Fabricius		1	1	1	F	G	D
<i>Canthidium deyrollei</i> Harold		1	0	1	F	C	C
<i>Canthidium cf angusticeps</i> Bates		1	0	2	F	N	D
<i>Eurysternus hirtellus</i> Dalman		1	1	1	D	C	D
<i>Eurysternus balachowskyi</i> G. Halfiter & V.	euba	1	34	2	D	G	D
<i>Eurysternus cayennensis</i> Castelnau	eucy	1	62	2	D	G	D
<i>Dichotomius subaeneus</i> (Castelnau)		0	6	3	F	C	N
<i>Coprophanaeus (Megaphanaeus) lancifer</i> (Linné)		0	1	3	F	N	C
<i>Deltochilum orbiculare</i> Van Lansberge		0	1	3	R	C	C
<i>Uroxys gorgon</i> Arrow		0	1	1	F		D?
<i>Ontherus sulcator</i> (Fabricius)		0	5	3	F	C	N
Total		1 955	2 426				

<sup>1</sup> : de décembre 1996 à janvier 1998. <sup>2</sup> : de janvier 1997 à janvier 1998. <sup>3</sup> : limite supérieure de la classe 1 : 7,9 mm ; 2 : 13,9 mm ; 3 : 45 mm. <sup>4</sup> : F : fouisseur ; R : rouleur ; D : résident. <sup>5</sup> : G : généraliste ; C : coprophage ; N : nécrophage. <sup>6</sup> : D : diurne ; N : nocturne ; C : crépusculaire.

## VARIATIONS SAISONNIÈRES DES DIVERSITÉS TOTALES

### Site Pk3

La variation temporelle de richesse spécifique du site Pk3 a été peu accentuée (Tab. III). Un maximum peu marqué a été observé en septembre-octobre suivi par une diminution du nombre d'espèces. La valeur de la période de janvier-février correspond à un échantillon trop faible pour être pris en considération. Les estimations données par le modèle de Clench ont montré des variations parallèles avec des taux d'exhaustivité variant de 58,3 à 80,2 %. Les raréfactions se caractérisent par l'absence de variations notables. Les indices de diversité ont eu tendance à croître à partir de juillet-août.

TABLEAU III

Variations des caractéristiques des échantillons de BPS et Pk3 par périodes de deux mois

	Janv. – Fév. 1997	Mars – Avril	Mai – Juin	Juil. – Août	Sept. – Octobre	Nov. – Décembre	Janv. – Fév. 1998
<u>Pk3</u>							
Nb. individus	80	390	338	569	537	353	177
Nb. espèces	9	21	20	22	23	18	36
Raréfaction	9	15,5	13,2	11,9	13,5	13,3	13,5
Clench (asym.)	23,7	28,1	28,9	27,4	33,7	30,9	26,8
H'	1,42	1,75	1,77	1,85	1,97	2,10	2,03
Equitabilité (%)	64,6	58,4	59,1	59,9	62,8	72,7	73,2
<u>BPS</u>							
Nb. individus	306	483	227	97	323	262	
Nb. espèces	21	28	18	12	25	15	
Raréfaction	16,0	18,4	13,7	12	16,2	9,2	
Clench (asym.)	31,4	41,7	30,3	20,2	45,6	27,8	
H'	2,36	2,51	2,15	1,80	2,25	1,68	
Equitabilité (%)	77,5	75,3	74,4	72,4	69,9	62,0	

*Site BPS*

La variation de richesse spécifique du site BPS a été bimodale (Tab. III). Deux maxima situés l'un en mars-avril et l'autre en septembre-octobre ont encadré un minimum en juillet-août. Les estimations du modèle de Clench avec des taux d'exhaustivité peu variables (53,9 à 67,1 %), les raréfactions et les indices de diversité ont montré des variations parallèles.

## VARIATIONS D'ABONDANCE PAR ESPÈCES

Les variations d'abondance des 14 espèces les plus abondantes de l'échantillon de Pk3 sont globalement semblables (coefficient de concordance de Kendall, 0,304,  $\chi^2 = 98,10$ , ddl = 12,  $P < 0,01$ ). Sur les 91 paires d'espèces parmi les plus abondantes, 29 présentent des corrélations d'abondance positives ( $0,58 < rs > 0,91$ , tous  $P < 0,05$ ). Ces espèces ont un nombre moyen de caractères identiques ( $1,45 \pm$  intervalle de confiance à 5 % 0,33) qui n'est pas significativement différent de celui des autres espèces ( $1,27 \pm 0,23$ ,  $N = 62$ ,  $t = 0,81$ ,  $P > 0,05$ ).

Les variations d'abondance des 14 espèces les plus abondantes de l'échantillon de BPS sont globalement semblables (coefficient de concordance de Kendall, 0,172,  $\chi^2 = 28,90$ , ddl = 12,  $P < 0,01$ ). Sur les 91 paires d'espèces parmi les espèces les plus abondantes, dix présentent des corrélations d'abondance positives ( $0,56 < rs > 0,78$ , tous  $P < 0,05$ ). Le nombre moyen de caractères identiques de ces espèces ( $1,90 \pm 0,68$ ) ne diffère pas significativement de celui des autres espèces ( $1,18 \pm 0,21$ ,  $N = 81$ ,  $t = 1,81$ ,  $P = 0,07$ ). Trois espèces présentent des corrélations négatives ( $-0,58 < rs > -0,73$ , tous  $P < 0,05$ ) et possèdent pour chaque paire d'espèces deux caractères identiques, la taille et le groupe fonctionnel.

## CORRÉLATIONS AVEC LES PLUIES ET SAISONNALITÉ

Aucune corrélation significative n'est apparue entre les pluies groupées par périodes de deux mois et la richesse spécifique totale ou son estimation obtenue avec le modèle de Clench sur les deux sites ( $0,14 < rs > 0,60$ ,  $N = 6$ ,  $P > 0,05$ ). En Pk3 deux espèces, *Deltochilum guyanense* et *Eurysternus balachowskyi*, ont montré des corrélations négatives de leurs abondances avec les pluies mois par mois ( $rs = -0,75$ ,  $P < 0,01$  et  $rs = -0,59$ ,  $P < 0,05$  respectivement). En BPS trois espèces, *Eurysternus caribaeus*, *Dichotomius*

*boreus* et *Canthon triangularis*, ont montré des corrélations positives avec les pluies ( $r_s = 0,49$ ,  $r_s = 0,47$  et  $r_s = 0,54$  respectivement, toutes  $P < 0,05$ ) et *Coprophanaeus parvulus* a montré une corrélation négative ( $r_s = -0,49$ ,  $P < 0,05$ ).

L'AFC effectuée sur les abondances des espèces les plus abondantes de Pk3 a déterminé deux axes représentant respectivement 36 et 23 % de la variance totale. Les mois (colonnes) et les espèces abondantes (lignes) sont projetées sur le plan des deux premiers axes factoriels (Fig. 3). Les éléments à forte contribution sont considérés dans le plan des deux premiers axes factoriels. Sur le premier axe les mois d'août et septembre s'opposent au mois de décembre. Sur le deuxième axe octobre est opposé à janvier 1998. Dans le plan des deux axes, trois mois secs (août, septembre et octobre) sont opposés aux mois du début de la saison des pluies (décembre, janvier).

*Trichocanthos sordidus* et *Deltochilum submetallicum* sont opposés à *Eurysternus velutinus* et *Dichotomius lucasi* sur le premier axe. *Deltochilum guyanense*, *Onthophagus rubescens* et *Coprophanaeus parvulus* sont opposés à *Ateuchus substriatus* sur le deuxième. Dans le plan des deux axes, un groupe d'espèces ayant un pic d'abondance pendant la saison sèche (Fig. 4a) est opposé aux espèces abondantes au début des pluies (Fig. 4b). Le nombre moyen de caractères identiques des espèces à l'intérieur de ces groupes ( $1,23 \pm 0,48$ ,  $N = 13$ ) n'est pas significativement différent de celui obtenu entre les groupes ( $1,20 \pm 0,33$ ,  $N = 15$ ,  $t = 0,10$ ,  $P > 0,05$ ).

L'AFC effectuée sur les abondances des espèces les plus abondantes de BPS a déterminé deux axes représentant respectivement 38 et 19 % de la variance totale. Sur le premier axe de fortes contributions ont caractérisé le mois de janvier opposé aux mois d'avril, de septembre et d'octobre (Fig. 5). Sur le deuxième axe, le mois d'octobre est opposé aux mois d'avril et de juin. Dans le plan formé par les deux premiers axes, les mois les plus secs (septembre, octobre) se distinguent de la fin de la saison des pluies (avril, juin) et du début des pluies de janvier.

*Dichotomius boreus* et *D. lucasi* sont opposés sur le premier axe avec de fortes contributions. Sur le deuxième axe *Canthon bicolor* et *Trichocanthos sordidus* sont opposés à *Canthon triangularis*. Dans le plan des deux premiers axes se distinguent les espèces ayant un pic d'abondance pendant la saison sèche (Fig. 6a) de celles dont le pic d'abondance se situe en fin de saison des pluies (Fig. 6b). Ces deux groupes d'espèces sont opposés aux espèces dont l'abondance est faible à nulle en saison sèche (Fig. 6c). Le nombre moyen de caractères identiques des espèces à l'intérieur des groupes ( $1,33 \pm 0,58$ ,  $N = 12$ ) n'est pas significativement différent de celui obtenu entre les groupes ( $1,22 \pm 0,27$ ,  $N = 32$ ,  $t = 0,74$ ,  $P > 0,05$ ).

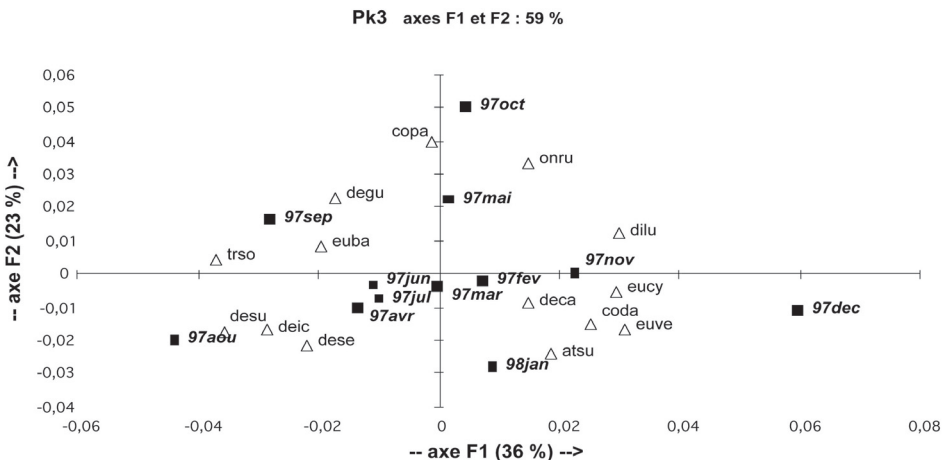


Figure 3. — AFC sur les mois (italique, carré noir) et les 14 espèces les plus abondantes (codes voir Tab. II) du site Pk3.



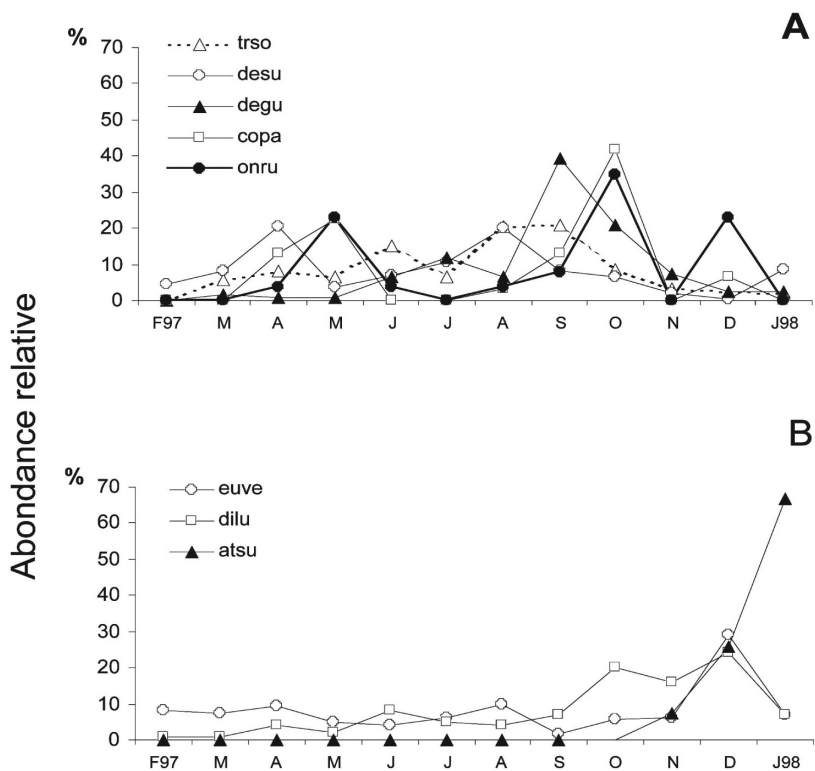


Figure 4. — Abondances relatives sur la période février 1997 à janvier 1998 de *Trichocanthon sordidus*, *Deltotichilum submetallicum*, *D. guyanense*, *Coprophanaeus parvulus*, *Onthophagus rubescens* (A) et de *Eurysternus velutinus*, *Dichotomius lucasi* et *Ateuchus substriatus* (B) sur le site Pk3 (codes voir Tab. II).

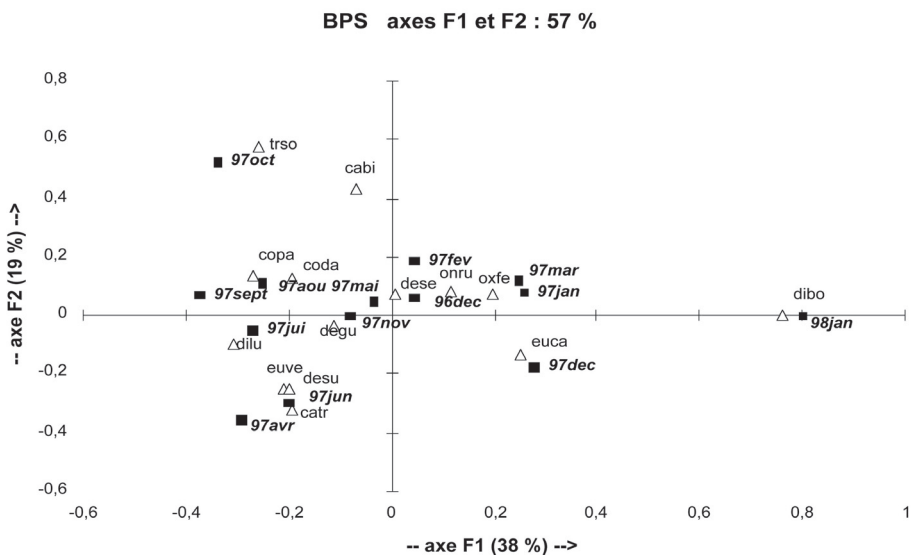


Figure 5. — AFC sur les mois (italiques, carrés noir) et les 14 espèces les plus abondantes (code voir Tab. II) du site BPS.



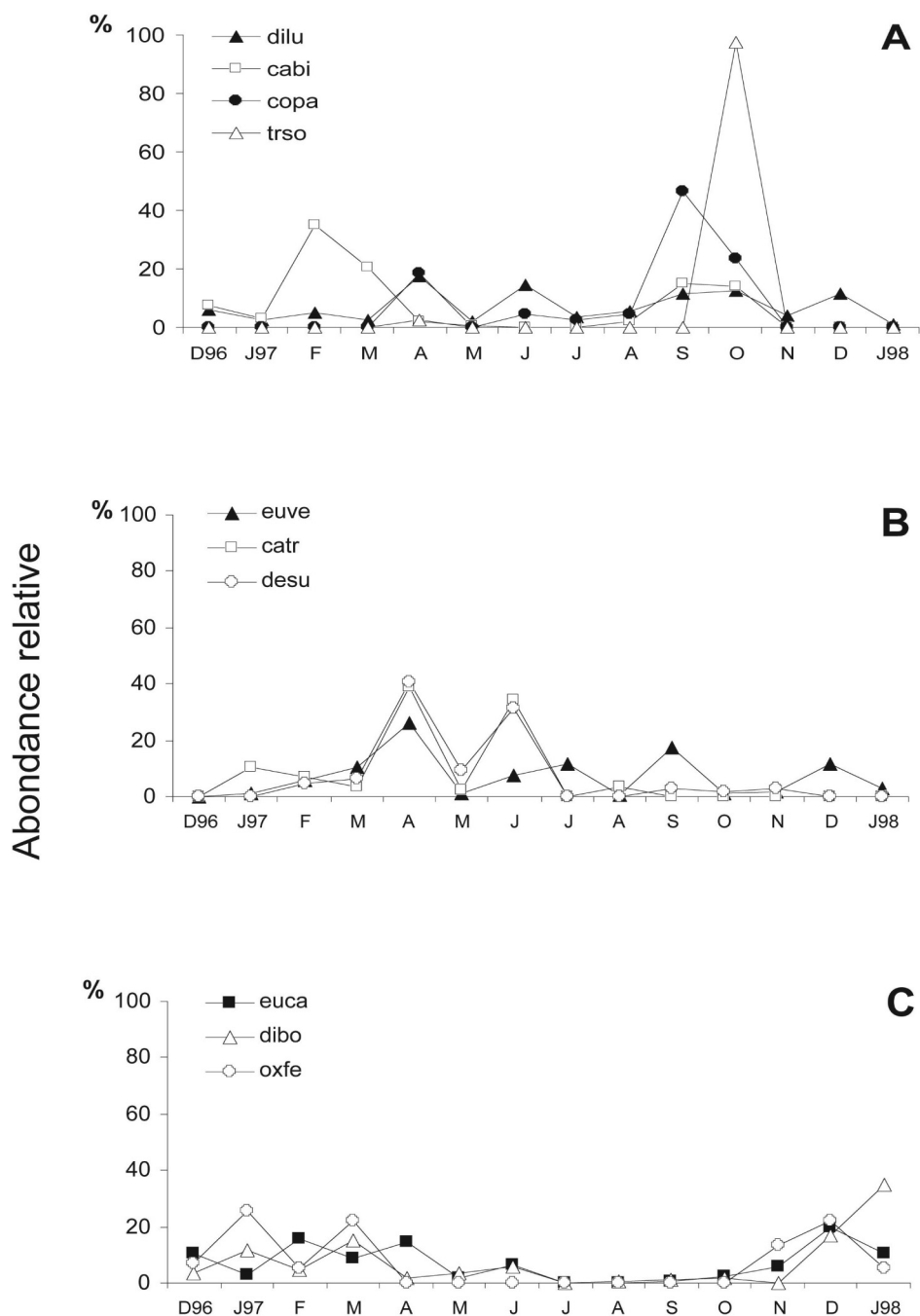


Figure 6. — Abondances relatives sur la période décembre 1996 à janvier 1998 de *Dichotomius lucasi*, *Canthon bicolor*, *Coprophanaeus parvulus*, *Trichocanthon sordidus* (A), *Eurysternus velutinus*, *Canthon triangularis*, *Deltotichilum submetallicum* (B), *Eurysternus caribaeus*, *Dichotomius boreus*, et *Oxysternon festivum* (C) sur le site BPS (codes voir Tab. II).

Deux espèces, *Coprophanaeus parvulus* et *Trichocanthon sordidus*, ont eu des variations d'abondance semblables dans les deux sites avec un pic d'abondance en saison sèche, la dernière espèce étant dominante dans l'échantillon Pk3 (32 % du total des effectifs). *Dichotomius lucasi*, l'espèce la plus abondante de BPS (21 %), a eu un pic d'abondance en saison sèche dans cet échantillon mais il est décalé vers le début de la saison humide en Pk3. Des différences très marquées ont été enregistrées pour *Eurysternus velutinus* avec des pics d'abondance situés en début ou en fin de saison humide selon le site. Les abondances relatives des autres espèces sont trop différentes d'un site à l'autre pour autoriser une comparaison mais on remarque cependant qu'en BPS deux espèces parmi les plus abondantes, *Eurysternus caribeus* et *Dichotomius boreus*, ont un pic d'abondance en saison humide tandis qu'en Pk3 deux espèces également abondantes, *Deltochilum submetallicum* et *D. guyanense*, ont un pic d'abondance en saison sèche.

## DISCUSSION

D'après l'examen des indices de similarité les compositions spécifiques des deux échantillons sont proches mais leurs distributions d'abondance sont clairement différentes. Ceci pourrait être lié à des différences de physionomie de l'habitat car les Scarabaeidae sont connus pour être sensibles au type de végétation (Davis, 1994 ; Hill, 1996 ; Halffter & Arellano, 2002 ; Andresen, 2005). La présence d'abondants *Canthon triangularis*, une espèce préférant les lisières forestières (Feer non publié), dans l'échantillon de BPS et son absence en Pk3 est en accord avec le degré relativement plus élevé de perturbation du premier site à proximité des défrichements liés aux installations du barrage et subissant des inondations régulières. Cependant, une autre espèce de lisière, *Ontherus sulcator*, n'est présente qu'en Pk3. Bien que son abondance ait été faible (cf. Tab. II), sa présence pourrait être liée à la proximité de la route. Le calcul des indices de similarité entre les échantillons étudiés et un échantillon collecté avec le même type d'appât durant différentes périodes humides et sèches sur plusieurs années sur le site peu perturbé des Nouragues (Feer, 2000), fait apparaître de fortes ressemblances de composition spécifiques avec les deux sites (80,9 % et 76,3 %). Cependant les indices basés sur les abondances indiquent une plus grande similitude avec le site Pk3 (48,8 %) qu'avec le site BPS (25,9 %) où l'habitat forestier est le plus perturbé (Feer, non publié).

L'amplitude et le patron des variations temporelles de richesse spécifique a varié selon les sites. Elles ont été peu marquées en Pk3 mais clairement plus accentuées et bimodales en BPS. À aucune période de l'année il n'a été enregistré de baisse importante du nombre d'espèces. Les variations de récolte ne présentent aucune corrélation significative avec la pluviométrie de la période d'étude. En BPS un pic est situé en milieu de saison pluvieuse et l'autre, d'importance similaire, durant la saison sèche. Bien que les variations d'abondance des espèces les mieux représentées dans chaque site soient apparues comme globalement semblables, le faible nombre de corrélations significatives entre les espèces prises deux à deux et l'existence de corrélations négatives en BPS dénotent une certaine hétérogénéité au sein des échantillons.

L'analyse factorielle a permis de regrouper les espèces abondantes selon quelques types de patrons de variations d'abondance. Dans les deux échantillons, les espèces présentant un pic en saison sèche ont été aussi présentes durant la saison pluvieuse. Leurs variations ont donc été relativement proches de celles de l'ensemble. Selon les échantillons, des espèces ont eu un pic d'abondance en fin et d'autres en début de saison pluvieuse. En BPS seulement nous avons trouvé des espèces absentes ou faiblement représentées en saison sèche. Dans tous les cas il semble qu'il existe plusieurs générations annuelles et on observe un degré non négligeable d'asynchronie des espèces à l'intérieur des échantillons. Elle existe également entre échantillons pour quelques espèces ce qui suggère l'existence d'un effet de conditions microclimatiques locales différentes dans les deux sites, probablement liées aux différences de structure de la végétation.

Les variations de richesse spécifique et d'abondance des insectes tropicaux sont les plus marquées dans les régions où la saison sèche est longue et prononcée ; peu ou pas

d'insectes sont présents en dehors des périodes pluvieuses (Cambefort, 1982 ; Janzen, 1983 ; Andresen, 2005). Dans les régions tropicales plus humides jusqu'à celles qui sont considérées comme ayant un climat relativement non saisonnier, les variations sont moins accentuées. Les insectes sont présents toute l'année mais les plus fortes abondances restent situées durant les périodes les plus pluvieuses (Levings & Windsor, 1985 ; Smythe, 1985 ; Moron *et al.*, 1985 ; Fowler *et al.*, 1993 ; Degallier *et al.*, 2004). Ces travaux portant sur une large diversité d'insectes font état de la grande diversité des patrons de saisonnalité selon les groupes taxinomiques ou écologiques sur un même site (cf. Wolda, 1988 pour une synthèse).

Les liens entre intensité des variations de pluviométrie et activité montrent les mêmes tendances chez les Scarabaeidae coprophages et nécrophages forestiers tropicaux. Dans les régions à saison sèche relativement prononcée les Scarabaeidae présentent un pic d'abondance au début des pluies ce qui suggère une reprise d'activité synchronisée des adultes restés en dormance et donc rares ou absents des récoltes en saison sèche (Janzen, 1983 ; Kohlman, 1991, Endres *et al.*, 2005). Dans les régions plus humides ils sont présents toute l'année avec généralement un pic d'abondance plus ou moins synchronisé avec le maximum de pluviométrie. Après les émergences plus ou moins massives d'adultes du début des pluies, suivent des pics correspondant à leurs premières reproductions. Les différences de longueur de cycle reproducteur entre les espèces font qu'ils ont tendance à se confondre et n'apparaissent pas obligatoirement au niveau des variations de l'ensemble.

Au Pérou Andresen (1999) signale un pic en début de saison pluvieuse. Au Brésil le pic se situe avant le maximum de pluviométrie (Andresen, 2002). Il correspond au maximum de pluviométrie en Colombie (Escobar & Chacon de Ulloa, 2000). En Australie un pic a lieu en fin de saison pluvieuse et en début de saison sèche avec une corrélation des abondances avec la pluviométrie du mois précédent et la température minimum (Vernes *et al.*, 2005). En Côte d'Ivoire, dans la forêt de Taï, le rythme bimodal est parallèle aux variations des pluies (Cambefort & Walter, 1991). Un patron bimodal, similaire à celui observé sur le site BPS, s'observe dans les régions les plus humides du Mexique avec un pic en saison pluvieuse et un autre en saison sèche (Moron *et al.*, 1985 ; Estrada & Coates-Estrada, 1991). Ce cycle bimodal se différencie du cycle unimodal décrit pour les Coléoptères du sous-bois et la plupart des autres insectes d'une forêt de Guyane par Degallier *et al.* (2004) qui correspond à une seule génération annuelle. Cette différence peut s'expliquer par le fait que les Coléoptères copro-nécrophages capturés au piège appâté sont différents des groupes attirés au piège lumineux. Dans les régions au climat le moins contrasté certains auteurs soulignent l'absence de fluctuations notables des abondances ou des diversités [Peck & Forsyth (1982) en Equateur, Hanski & Krikken (1991) dans le sud-est asiatique, Amat-Garcia *et al.* (1997) en Colombie]. Les données disponibles sont le plus souvent limitées à une portion d'année ou à un seul cycle annuel comme pour notre étude. Il est donc difficile de généraliser à partir de comparaisons entre sites tant les variations inter-annuelles sont grandes en régions tropicales (Wolda, 1978).

Les fluctuations de pluviométrie apparaissent comme le facteur le plus important pour les variations d'activité des Scarabaeidae et des insectes tropicaux en général, plus que celles des températures ou de la photopériode qui sont moins accentuées (mais voir Vernes *et al.*, 2005). Les pluies n'agiraient pas directement mais elles conditionneraient le niveau d'humidité du sol qui est connu pour contrôler la reproduction des Scarabaeidae (Hanski & Cambefort, 1991a ; Söwig, 1995). Humidité et température interagissent pour différencier le rythme de reproduction de deux *Canthon* du Mexique aux tolérances microclimatiques distinctes (Martinez & Montes de Oca, 1994). Dans les forêts humides d'Australie il existe des corrélations de l'abondance des Scarabaeidae avec les pluies et la température minimum un mois avant la récolte (Vernes *et al.*, 2005) ou avec l'humidité du sol (Wright, 1997). L'effet conjugué de plusieurs paramètres de ce type peut varier selon l'habitat. Il est probable que les plus forts écarts de température et d'humidité associés à la forêt perturbée (Feer non publié) soient à l'origine des variations d'activité plus marquées dans le site de BPS tandis que le site Pk3, moins perturbé, se rapproche du site des Nouragues où la saisonnalité de l'activité est faible (Feer, 2000). Degallier *et al.* (2002) observe en Guyane des différences de rythme entre les espèces de sous-bois et celles de canopée où les conditions microclimatiques sont plus changeantes.

Il a été montré dans la forêt fragmentée par la mise en eau du barrage de Petit Saut que la richesse et la densité de l'assemblage des Scarabaeidae dépend en partie de celles des vertébrés qui sont les pourvoyeurs de nourriture sous forme de cadavres ou d'excréments (Feer & Hingrat, 2005). Les échantillons étudiés comprennent une minorité de nécrophages spécialistes au sens de Feer (2000), le reste étant constitué de généralistes et de coprophages (cf. Tab. II). Aucune donnée ne permet actuellement de dire si la disponibilité en nourriture liée à la faune de vertébrés est susceptible de varier saisonnièrement sur notre lieu d'étude. En période sèche la qualité des sources de nourriture pourrait diminuer mais l'humidité toujours élevée du sous-bois forestier et la grande vitesse d'exploitation contrebalance ce risque. Smythe (1985) signale qu'au Panama on trouve le plus d'animaux morts au début de la saison sèche, ce qu'il met en relation avec un pic secondaire d'abondance des Scarabaeidae.

Les rares études qui présentent des données spécifiques de rythme saisonnier mettent en évidence, comme en Guyane, d'importantes différences entre espèces (Moron *et al.*, 1985 ; Montes de Oca & Halffter, 1995). Wolda (1985) suggère que des décalages dans les maxima saisonniers d'activité peuvent produire des changements d'intensité de la compétition interspécifique. Dans notre étude les ressemblances entre espèces à l'intérieur des regroupements faits selon le rythme saisonnier n'ont pas montré de différences avec celles des espèces appartenant à des groupes différents. L'hypothèse selon laquelle les espèces écologiquement proches ont tendance à présenter des cycles asynchrones tandis que les espèces plus éloignées auraient des cycles synchrones ne semble pas se vérifier ici. Les décalages saisonniers d'activité ne semblent donc pas intervenir en tant que mécanisme facilitant la coexistence des espèces exploitant le même habitat. Il est possible cependant que le fait de considérer tous les caractères spécifiques de manière équivalente omette de tenir compte du fait qu'ils n'ont pas forcément la même valeur comme facteur de séparation écologique. Des espèces proches selon le rythme saisonnier de Pk3 (*T. sordidus* et *D. submetallicum*) et de BPS (*C. bicolor* et *T. sordidus*) n'ont en commun que le groupe fonctionnel ou, comme *E. velutinus* et *D. lucasi* en Pk3, que la préférence alimentaire. Davantage de types de caractères communs apparaissent entre des groupes d'espèces aux rythmes saisonniers distincts mais dans le cas de *D. boreus* et *D. lucasi*, seul le rythme d'activité est similaire. L'étude de plusieurs cycles annuels serait nécessaire tant les fluctuations d'abondances peuvent être importantes chez les insectes tropicaux (Wolda, 1978) et nos connaissances sur la biologie de la reproduction des espèces restent très insuffisantes pour les interpréter.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre des études hydrobiologiques financées par EDF sur le site de Petit Saut et du programme Pluriformation du Muséum National d'Histoire Naturelle. Nous sommes redevables à Y. Cambefort pour son aide précieuse pour l'identification de nombreuses espèces. Nous tenons enfin à remercier C. Zouiten et F. Lavalette et toutes les personnes qui ont participé directement ou indirectement à ce travail.

## RÉFÉRENCES

- AMAT, G., LOPERA, A. & AMEZQUITA, S. (1997). — Patrones de distribución de escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*, 19: 191-204.
- ANDRESEN, E. (1999). — Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. *Biotropica*, 31: 145-158.
- ANDRESEN, E. (2002). — Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecol. Entomol.*, 27: 257-270.
- ANDRESEN, E. (2005). — Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*, 37: 291-300.
- BALTHASAR, V. (1963). — *Monographie der Scarabaeidae und Aphodidae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia)*. Verlag Tschechosl. Akad. Wissenschaft, Prague.
- CAMBEFORT, Y. (1982). — Les coléoptères Scarabaeidae *s. str.* de Lamto (Côte d'Ivoire) : structure des peuplements et rôle dans l'écosystème. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 18: 433-459.
- CAMBEFORT, Y. & WALTER, P. (1991). — Dung beetles in tropical forests in Africa. Pp. 198-210, in: I. Hanski & Y. Cambefort (eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.

- CERDAN, P., VIGOUROUX, R., HOREAU, V. & RICHARD, S. (2002). — Influence de la pluviométrie et de la mise en place du barrage de Petit Saut (Guyane Française) sur la répartition des lépidoptères Sphingidae. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, Suppl 8: 103-116.
- CLENCH, H. (1979). — How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 33: 216-231.
- COLWELL, R.K. (2000). — *Estimate S: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 6. User's guide and application. <http://vicroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- COLWELL, R.K. & CODDINGTON, J.A. (1994). — Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B*, 345: 101-118.
- CHAZDON, R.L., COLWELL, J.S., DENSLOW, J.S. & GUARIGUATA, M.R. (1998). — Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. Pp. 285-309, in: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and Old World case studies*. Parthenon Publishing, Paris.
- DAVIS, A.L.V. (1994). — Habitat fragmentation in southern Africa and distributional response patterns in five specialist or generalist dung beetle families (Coleoptera). *Afr. J. Ecol.*, 32: 192-207.
- DÉGALLIER, N., CHARLES-DOMINIQUE, P. & GÉRARD, H. (2004). — Etude par piégeage lumineux de l'abondance saisonnière d'insectes forestiers en Guyane française. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 109: 473-484.
- ENDRES, A.A., HERNANDEZ, M.I.M. & CREA-DUARTE, A.J. (2005). — Considerações sobre *Coprophanaeus ensifer* (Germar) (Coleoptera, Scarabaeidae) em um remanescente de Mata Atlântica no Estado da Paraíba, Brasil. *Rev. Bras. Entomol.*, 49: 427-429.
- ESCOBAR, F.S. (1997). — Estudio de la comunidad de coleopteros coprofagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19: 419-430.
- ESCOBAR, F. & CHACON DE ULLOA, P. (2000). — Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleopteros coprofagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Narino — Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 48: 961-975.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. (1991). — Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 7: 459-474.
- ESTRADA, A., HALFFTER, G., COATES-ESTRADA, R. & MERRITT, A.J. (1993). — Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 9: 45-54.
- FEER, F. (2000). — Les Coléoptères coprophages et nécrophages (Scarabaeidae s. str. et Aphodiidae) de la forêt de Guyane française : composition spécifique et structure des peuplements. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 36: 29-43.
- FEER, F. & PINCEBOURDE, S. (2005). — Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *J. Trop. Ecol.*, 21: 21-30.
- FEER, F. & HINGRAT, Y. (2005). — Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Cons. Biol.*, 19: 1103-1112.
- FOWLER, H.G., SILVA, C.A. & VENTICINQUE, E. (1993). — Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in Central Amazonia: forest edge vs. understory. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 755-760.
- GOMBAULD, P. (2004). — *Insectes de Guyane: beauté et diversité*. SEPANGUY, Cayenne.
- GRANVILLE, J.-J. DE (1996). — *Etude préliminaire de la végétation du site de la station Saint-Eugène (M.N.H.N./E.D.F.) sur la rivière Koursibo (bassin du Sinnamary)*. Rapport ORSTOM, Cayenne.
- HALFFTER, G. & ARELLANO, L. (2002). — Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, 34: 144-154.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (1991a). — *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (1991b). — Resource partitioning. Pp. 330-349, in: I. Hanski & Y. Cambefort (eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- HANSKI, I. & KRICKEN, J. (1991). — Dung beetles in tropical forests in South-east Asia. Pp. 179-197, in: I. Hanski & Y. Cambefort (eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- HILL, C.J. (1993). — The species composition and seasonality of an assemblage of tropical Australian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Austr. Entomol.*, 20: 121-126.
- HILL, C.J. (1996). — Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *J. Trop. Ecol.*, 12: 449-460.
- HURLBERT, S.H. (1971). — The non concept of species diversity: a critique and alternative parameter. *Ecology*, 52: 577-586.
- JANZEN, D.H. (1983). — Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*, 41: 274-283.
- KOHLMAN, B. (1991). — Dung beetles in Subtropical North America. Pp. 116-132, in: I. Hanski & Y. Cambefort (eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- LEVINGS, S.C. & WINDSOR, D.M. (1985). — Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. Pp. 355-387, in: E.G.J. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (eds). *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- MAGURRAN, A.E. (1988). — *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- MARTINEZ, I. & MONTES DE OCA, E. (1994). — Observaciones sobre algunos factores microambientales y el ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon*). *Folia Entomol. Mex.*, 61: 47-59.
- MONTES DE OCA, E. & HALFFTER, G. (1995). — Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop. Zool.*, 8: 159-180.
- MORON, M.A., VILLALOBOS, F.J. & DELOYA, C. (1985). — Fauna de coleopteros lamelicornios de Boca de Chajul, Chiapas, Mexico. *Folia Entomol. Mex.*, 66: 57-118.
- PECK, S.B. & FORSYTH, A. (1982). — Composition, structure and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 60: 1624-1634.
- SIEGEL, S. (1956). — *Non parametric statistics for the behavioural sciences*. Mc Graw-Hill, London.
- SIMBERLOFF, D. (1972). — Properties of the rarefaction diversity measurement. *Amer. Nat.*, 106: 414-418.
- SMYTHE, N. (1985). — The seasonal abundance of night-flying insects in a Neotropical forest. Pp. 309-318, in: E.G.J. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (eds). *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- SOBERON, J.M. & LLORENTE, J.B. (1993). — The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Cons. Biol.*, 7: 480-488.
- SOWIG, P. (1995). — Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: influence of soil type and soil moisture. *Ecography*, 18: 147-154.
- VERNES, K., POPE, L.C., HILL, C.J. & BÄRLOCHER, F. (2005). — Seasonality, dung specificity and competition in dung beetle assemblages in the Australian Wet Tropics, northeastern Australia. *J. Trop. Ecol.*, 21: 1-8.
- WOLDA, H. (1978). — Fluctuations in abundance of tropical insects. *Amer. Nat.*, 112: 1017-1045.
- WOLDA, H. (1988). — Insect seasonality: why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 1-18.
- WRIGHT, K.L. (1997). — *An examination of the commensal interaction between the Australian native dung beetle, Onthophagus paramelinus and the rufous bettong, Aepyprymnus rufescens*. B.Sc. Honours thesis James Cook University.